

**LA RÉDUCTION MÉTAMÉRIQUE
CHEZ LES CHILOPODES
ET LES DIPLOPODES CHILOGNATHES
(Myriapodes)**

Par J.-M. DEMANGE

Sous le titre « Recherches sur la segmentation du tronc des Chilopodes et des Diplopodes Chilognathes » nous exposons, en 1967, les résultats de nos recherches sur l'anatomie et le développement postembryonnaire. L'interprétation des faits nous a conduit à envisager qu'une réduction métamérique s'est produite chez les Myriapodes. H. W. BRÖLEMANN était déjà partisan d'une réduction du nombre des segments au cours de l'évolution des Myriapodes, par un phénomène qu'il a nommé contraction ou contraction tachygénétique, mais n'en a pas recherché les signes anatomiques ; seules ont été envisagées la morphologie externe et l'analyse du développement postembryonnaire.

Le but de cette note est de préciser ce que nous entendons par réduction métamérique et d'expliquer les raisons pour lesquelles *il est nécessaire d'envisager l'existence de réductions métamériques diverses, dont les origines sont différentes.*

A priori, il semble exister deux sortes de réduction segmentaire : l'une d'ordre évolutif, fixée dans le patrimoine héréditaire, l'autre d'ordre écologique liée à la croissance postembryonnaire. Ces phénomènes sont sans doute très différents, et il est important de les définir avec précision pour éviter leur confusion.

I. — Réduction métamérique d'ordre évolutif.

Comme il a déjà été dit en 1967, les Chilopodes présentent tantôt des segments *homonomes* de volumes égaux et à surfaces tergales identiques (Géophilomorphes), tantôt des segments *hétéronomes*, plus ou moins volumineux, à tergites grands et petits (Scolopendromorphes, Lithobiomorphes, Scutigéromorphes).

Chez les Géophilomorphes, à segmentation homonome, les métamères sont tous à grand tergite (prétergite + métatergite) tandis que chez les Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes, à segmentation hétéronome, les métamères sont alternativement à grand tergite et à petit tergite (métamères macrotergaux et métamères microtergaux). Les métamères des Géophilomorphes possèdent tous, en outre, une paire de stigmates alors que les métamères à petit tergite des Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes en sont dépourvus¹.

1. Certains métamères macrotergaux en sont également dépourvus, ce qui explique les formules stigmatiques diverses rencontrées chez les Scolopendromorphes en particulier. La formule la plus

La musculature tergo-coxale des Géophilomorphes se compose de quatre muscles *pt*, *te*, *tr* et *tcp* comme les métamères macrotergaux des Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes (fig. 1 et 2). Il a été démontré antérieurement (1967) que les métamères microtergaux dérivent des métamères macrotergaux par amputation du territoire métamérique postérieur entraînant la disparition des stigmates, des troncs nerveux sensoriels tergaux postérieurs et une modification de la musculature macrotergale primitive¹. Chez certains Lithobiides la limite approximative de l'ancienne surface du tergite macrotergal est indiquée sous forme de denticulations caractéristiques des segments pédifères microtergaux 6, 7, 9, 11, 13.

Dans la zone des 7^e et 8^e segments macrotergaux pédifères des Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes, où l'alternance régulière des métamères macrotergaux et microtergaux est interrompue, les vestiges d'un segment microtergal ont été retrouvés ; ces vestiges correspondent au 8^e métamère véritable, microtergal qui devrait s'intercaler entre les 7^e et 8^e métamères apparents macrotergaux ; les appendices sont complètement absents mais certains faisceaux musculaires leur appartenant subsistent et se raccordent aux appendices des 7^e et 8^e macrotergaux¹.

Chez *Craterostigmus*, genre intermédiaire, rassemblant des caractères métamériques de Géophilomorphes (présence de prétergites et de présternites) et de Scolopendromorphes, la musculature appendiculaire montre une homologie parfaite avec celle des Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes. Les « tergites » 3, 6, 9, 11, 14, 17² correspondent à des prétergites géophilomorphoïdes, mais la musculature est déjà hétéronome, comme chez les Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes.

Cela revient à dire que les Géophilomorphes, diplopodiens au moins dorsalement, possèdent une métamérisation homonome alors que les Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes ont une métamérisation hétéronome par réduction du volume d'un segment sur deux. La diplopie chez ces groupes est également beaucoup plus poussée que chez les Géophilomorphes puisque des blocs bisegmentaires autonomes se sont constitués secondairement, possédant une musculature propre et une morphologie externe particulière. C'est également le cas de *Craterostigmus*, mais à un degré moindre puisque certains prétergites restent individualisés.

Cette première mise au point permet de préciser le terme de réduction métamérique et de comprendre que dans un premier temps la réduction tend à modifier certains métamères en réduisant leur volume (métamère postérieur des groupes bisegmentaires) et dans un second temps à faire disparaître le métamère lui-même avec ses appendices (cas de la zone perturbée des 7^e et 8^e segments).

Il y a donc une réduction métamérique intéressant les *éléments du segment*

répandue est la suivante : 3, 5, 8, 10, 12... mais on trouve également 3, 5, 7, 8, 10, 12... Chez *Plutonium* il existe une paire de stigmates à tous les segments du 2^e au 20^e.

1. La musculature appendiculaire n'est pas seule atteinte. Les figures de G. RILLING relatives à *L. forficatus* L. montrent que les musculatures tergo-furcoïdale et pleurale sont également modifiées. Dans la zone perturbée des 7^e et 8^e segments, la musculature somatique spéciale confirme notre hypothèse de la présence d'éléments métamériques d'un segment microtergal dans cette région (DEMANGE, 1967, pp. 152 et suivantes).

2. Les auteurs ont numéroté les plaques dorsales de 1 à n. En réalité les sclérifications 3, 6, 9, 11, 14, 17 appartiennent aux segments 3, 5, 7, 8, 10, 12 macrotergaux (voir DEMANGE, 1967, pp. 151-152).

lui-même et une réduction métamérique intéressant le nombre des métamères du groupe de Myriapodes envisagé (réduction du nombre des segments).

Il est bien question ici d'un processus évolutif dont les effets sont fixés dans le patrimoine héréditaire et réduisent progressivement le nombre des segments par réduction primaire du volume de quelques uns d'entre eux, non au hasard, mais au contraire régulièrement, un sur deux, et plus précisément le postérieur des groupes bisegmentaires. Ce processus évolutif entraîne une hétéronomie secondaire dérivée de l'homonomie segmentaire primitive.

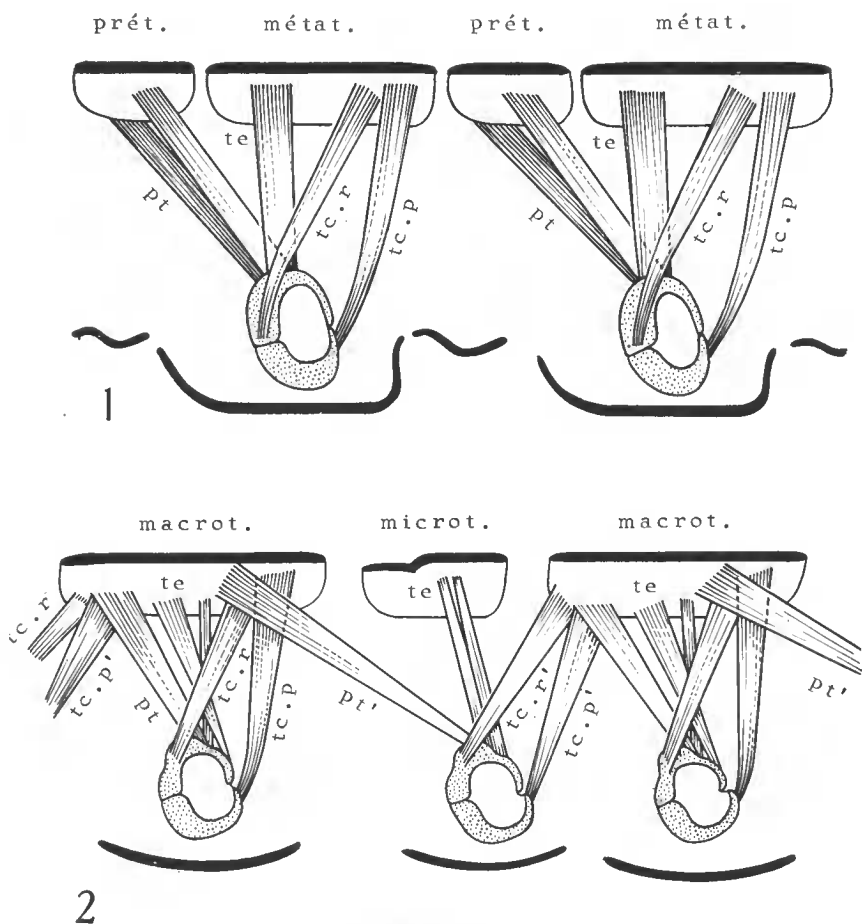


FIG. 1. — *Oryza barbarica* (Gerv.). Musculature tergo-coxale semi-schématique.

FIG. 2. — *Lithobius forficatus* (L.). Musculature tergo-coxale semi-schématique.

Abréviations : *macrot.* segment macrotergal, *métat.* métatergite, *microt.* segment microtergal, *prét.* prétergite, *pt*, *pt'* muscle procoxo-tergal, *tc.p*, *tc.p'* m. tergo-coxal postérieur, *te* m. tergo-épicoxal, *tc.r*, *tc.r'* m. tergo-coxal rotateur.

Dans ce contexte il est indispensable de préciser notre pensée car l'homonomie des Géophilomorphes existe aussi bien à un niveau supérieur qu'à un niveau inférieur si l'on se rappelle que tout Chilopode est Diplopode au moins dorsalement. Le Géophilomorphe est doublement homonyme : par ses éléments

diplopodiens d'une part et par les métamères constituant ses diplosegments d'autre part. Par contre les Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes présentent une métamérisation homonome d'un niveau supérieur en leurs éléments diplopodiens, mais hétéronome à un niveau inférieur, c'est-à-dire dans les constituant métamériques de ces mêmes diplosegments. L'hétéronomie, dans ce sens, est secondaire au même titre que les métamères thoraciques des Diplopodes.

Enfin chez les Scutigéromorphes il semble que la poursuite du phénomène réductionnel tende à effacer toute trace de la disparition du métamère microtergal de la région perturbée par fusion partielle, notamment tergale, des deux métamères macrotergaux successifs restants.

On peut considérer que la segmentation hétéronome et le nombre fixe des segments des Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes sont des signes évolutifs fixés dans le patrimoine héréditaire car les caractères sont invariables, quelles que soient les conditions écologiques. Par contre chez les Géophilomorphes, dont le nombre de segments pédifères est variable dans une même espèce suivant les conditions influant sur le développement, seule la segmentation homonome est fixée et d'un type primitif. Chez les Scolopendromorphes, plus primitifs du point de vue de leur métamérisation que les Lithobiomorphes et Scutigéromorphes (segments microtergaux à peine reconnaissables), le nombre des segments est encore variable au sein du groupe puisque l'on trouve 24 ou 23 paires de pattes alors qu'il est fixe (15 paires) chez les deux autres ordres.

Cette évolution métamérique réductionnelle se retrouve chez les Diplopodes, plus spécialement dans la région thoracique (quatre premiers diplosegments du corps, collum compris), où chaque anneau ne porte plus qu'une paire de pattes au lieu de deux. Les anneaux thoraciques sont néanmoins des diplosegments (DEMANGE, 1967) mais des diplosegments particuliers, dont le métamère postérieur est extrêmement réduit puisqu'il ne possède plus que des vestiges d'appendices.

Comme chez les Chilopodes les blocs bisegmentaires des Diplopodes (diplosegments) possèdent un métamère en voie de réduction, le postérieur ; sous ce rapport le thorax des Diplopodes est d'un type chilopodien.

Il a été signalé également en 1967 un phénomène réductionnel dans la région du VII^e « diplosegment » gonopodial des Diplopodes.

Les diverses morphologies segmentaires des Chilopodes et des Diplopodes ont été interprétées (1967) en fonction des données embryologiques de O. PFLUGFELDER qui explique la segmentation du tronc par fragmentation successive de territoires embryologiques initiaux : macrosomites de 1^{er} ordre, se divisant en macrosomites de 2^e ordre (deux éléments) puis en macrosomites de 3^e ordre (diplosomites) enfin en microsomites (métamères définitifs). Chaque macrosomite de 1^{er} ordre posséderait un potentiel réducteur propre ; une réduction métamérique peut s'effectuer ou non à son niveau, d'une manière différente suivant les macrosomites considérés. Cela explique que le macrosomite de base (1^{er} ordre) donnant naissance aux diplosegments thoraciques des Diplopodes soit atteint d'une réduction segmentaire uniforme alors que le suivant, comprenant le « diplosegment » gonopodial ne présente de réduction métamérique qu'au niveau du macrosomite postérieur de 2^e ordre.

Il est en de même chez les Chilopodes, mais il est nécessaire d'insister sur le fait que l'inhibition métamérique la plus complète *se situe toujours à l'extrémité*

distale d'un groupement segmentaire, que l'on considère le macrosomite de 1^{er} ordre dans son ensemble, ou les macrosomites de 3^e ordre, ou les deux à la fois.

Cette hypothèse explique toutes les particularités métamériques rencontrées chez les Chilognathes et les Chilopodes : répétition d'une réduction tous les quatre diplosegments (huit métamères) chez les premiers, tous les huit métamères chez les seconds. Par exemple : inhibition de l'extrémité d'un macrosomite de 1^{er} ordre = anneau gonopodial et zone perturbée des Chilopodes ; inhibition de la zone postérieure des macrosomites de 3^e ordre = métamères postérieurs des diplosegments thoraciques des Diplopedes et métamères microtergaux des Chilopodes.

II. — Réduction métamérique liée à la croissance ou oligométrie écologique.

Les aspects métamériques qui viennent d'être étudiés sont donc fixés dans le patrimoine héréditaire mais il est d'autres phénomènes qui tendent à réduire le nombre des segments. Ces phénomènes, qui n'ont rien de réductionnel dans le sens où ils ont été envisagés précédemment (*fixe*), *ne sont qu'accidentels* et liés, en particulier, aux conditions écologiques agissant sur la croissance.

La larve des Diplopedes comprend toujours, en avant du telson, un certain nombre d'anneaux apodes qui après exuviation, donneront un nombre correspondant de diplosegments pédifères en même temps qu'apparaîtront de nouveaux segments apodes.

La zone transitoire apode a été nommée *mésosomite* par K. W. VERHOEFF, par opposition à une zone, *éosomite*, où s'élaborent les futurs apodes. La dissection de ces régions montre que le mésosomite apode renferme des anneaux en cours de formation munis d'ébauches appendiculaires, et que l'éosomite correspond à une zone fortement plissé de diplosegments empilés les uns sur les autres comme une pile d'assiettes. Le nombre des plis correspond aux futurs anneaux apodes acquis par la larve après exuviation comme l'a démontré M. VACHON chez *Pachybolus laminatus* Voges.

H. KRUG (1907) chez *Iulus* et M. VACHON (1947) chez *Pachybolus laminatus* ont montré qu'au delà de ces zones la chaîne nerveuse se continue et comporte les troncs nerveux des futurs segments et appendices. Or chez l'adulte de *Pachybolus*, où il n'existe aucune mue postimaginale, VACHON montre d'une part que les anneaux apodes renferment des diplosegments en puissance, avec ébauches pédifères, l'éosomite des plis segmentaires et que d'autre part la chaîne nerveuse ventrale possède les troncs nerveux d'appendices qui ne se développeront pas.

L'adulte des Diplopedes Iuloidea (*s.l.*) possède donc, en puissance, *toutes les ébauches de métamères qui n'apparaîtront jamais* par suite de l'arrêt des processus de développement segmentaire de la zone de croissance. *Il suffit d'un arrêt ou d'un ralentissement de son activité pour réduire le nombre total des anneaux pédifères.* Des conditions écologiques particulières déterminent cet arrêt ou ce ralentissement de croissance segmentaire ¹ dont le résultat est une grande diversité des formules segmentaires.

Le développement postembryonnaire d'un Iuloidea (*Cylindroiulus silvarum*

1. Nous aurons l'occasion d'étudier ultérieurement plus en détail la croissance des Iuloïdes sur cette base originale.

Mein. par exemple) illustre ce fait, grâce aux documents de Y. SAUDRAY qui a suivi les larves individuellement afin de connaître le devenir des divers sujets issus d'une même souche¹. Il existe environ 13 étapes de croissance. A chaque mue, des diplosegments apodes sont acquis mais leur nombre est variable, non seulement suivant les stades, mais aussi suivant les individus. Par exemple entre les stades I et II il y a 5 apodes ; entre II et III : 6, 7 apodes ; III et IV : 6, 7, 8 ; IV et V : 6, 7, 8 ; V et VI : 6, 7, 8 ; VI et VII : 6 ; VII et VIII : 4 ; VIII et IX : 3 ; IX et X : 2 ; X et XI : 2 ; XI et XII : 1 ; XII et XIII : 1 apode.

Si l'on étudie l'acquisition segmentaire de *C. silvarum* sur la base de tagmes de quatre diplosegments ou multiples de quatre diplosegments (macrosomite de 1^{er} ordre)², c'est-à-dire huit métamères comme chez les Chilopodes, on peut se rendre compte que chaque période d'intermue élabore au moins un macrosomite de 1^{er} ordre complet, le macrosomite suivant commençant seulement sa fragmentation : les stades IV à VI contribuent pour deux macrosomites de 1^{er} ordre complets dans les cas les plus favorables. Tous les cas intermédiaires sont néanmoins possibles, ce qui revient à dire que pendant une grande partie du développement, un macrosomite de 1^{er} ordre complet au moins est acquis par stade et que le macrosomite suivant, *le dernier apparu*, ne termine pas sa fragmentation ; il l'achèvera au stade suivant. C'est précisément ce tagme qui est à l'origine des combinaisons segmentaires multiples rencontrées.

Chez les Diplopodes, comme chez les Chilopodes d'ailleurs, c'est le groupement segmentaire apparu le dernier qui ralentit sa croissance. Mais il est intéressant de constater que dans les stades terminaux VIII à XIV il n'y a plus qu'un macrosomite en cours de division, encore que sa fragmentation s'étale sur plusieurs stades.

Il en résulte qu'aux différents stades du développement, à part quelques rares exceptions, on retrouve toujours les chiffres extrêmes maxima (phase progressive) et minima (phase dégressive) dans les formules d'apodes présentées à chaque stade successif formant une suite presque continue de nombres : (2-3) (5-6) (6-7) (7-8) (7-6) (5-4) (4-3) (3-2) en même temps qu'un étalement de la formule dans les stades moyens du développement ; mais à chaque stade c'est toujours le chiffre moyen d'apodes qui est le plus fréquent. Il n'en reste pas moins que chaque groupe de larves, avec un chiffre d'apodes donné, produit au stade suivant des larves qui sont soit stationnaires *par rapport* au nombre précédent (nombre d'apodes identique), soit en retard (nombre d'apodes inférieur), soit en avance (nombre d'apodes supérieur). En outre *il est incontestable que les larves dont la croissance segmentaire est lente perdent des segments par rapport aux autres larves et qu'à la fin du développement le nombre des anneaux est plus petit.*

La perte de segments constatée n'a aucun rapport, nous le voyons, avec la réduction métamérique évolutive qui est *définitive* et ne présente aucune variation individuelle ou spécifique ; la réduction métamérique écologique ou *ologométrie écologique*³ n'est qu'*accidentelle* et sujette à des variations individuelles et spécifiques.

1. C'est d'ailleurs la seule méthode valable pour l'étude du développement postembryonnaire ; les statistiques ne peuvent que compléter les données initiales et permettre d'établir les « formules prédominantes » de F. SANLI représentant des moyennes dont la stabilité est relative.

2. On n'envisage pas là, naturellement, le processus évolutif qui crée chez les luloidea un développement caractérisé par un grand nombre de stades donnant naissance à un grand nombre de diplosegments.

3. De même que l'élongation écologique.

Cela nous amène tout naturellement à envisager le problème de la *contraction*, inverse de l'*élongation*, phénomènes évolutifs qui *doivent être opposés à la contraction et à l'élongation écologiques*. Ces dernières sont, elles aussi, liées à la croissance. Considérer ce problème autrement serait confondre le temps phylogénétique et le temps ontogénétique.

Une contraction écologique produit une diminution du nombre des anneaux définitivement acquis au cours de la croissance par une espèce donnée, une élongation tend à augmenter le nombre des anneaux de cette même espèce. Mais cela, précisons le, n'est qu'*accidentel* car la descendance soumise à des conditions différentes présentera une formule segmentaire différente.

En conclusion, il est très important de ne pas confondre la réduction métamérique évolutive qui est *définitive* parce que fixée dans le patrimoine héréditaire et la réduction métamérique écologique ou oligométrie écologique qui est *accidentelle* et soumise à des variations de croissance plus ou moins sous l'influence des facteurs du milieu.

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum.

BIBLIOGRAPHIE

Les ouvrages consultés sont indiqués dans le travail cité ci-dessous.

- DEMANGE J.-M., 1967. — Recherches sur la segmentation du tronc des Chilopodes et des Diplopodes Chilognathes (Myriapodes). *Mém. Muséum Nat. hist. nat.*, (N^{le} sér.), Sér. A, *Zool.*, **44**, pp. 1-188.